TEJIDO NERVIOSO

Organización general y definición de tejido nervioso

El tejido nervioso está compuesto por dos tipos principales de células: las neuronas y las células de sostén.
El sistema nervioso incluye todo el tejido nervioso del organismo y su función principal es la comunicación; las células nerviosas están especializadas para ello.

Reseña embriológica

El primordio del sistema nervioso central se visualiza como un engrosamiento del ectodermo a lo largo de la línea media, denominado placa neural. Durante el posterior desarrollo, se crea un surco medio o surco neural. Los bordes dorsales del surco se fusionan para formar un tubo, el tubo neural, que después del cierre se separa del resto del ectodermo. En la cara anterior, el tubo neural se ensancha para formar el encéfalo, mientras que el resto forma la médula espinal. Las células ubicadas a lo largo de las partes dorsales del tubo se aíslan durante la fusión de los bordes y forman un cordón, la cresta neural, a ambos lados del tubo neural. El cordón se engrosa a intervalos regulares, se generan los ganglios craneoespinales con las células de Schwann, los ganglios simpáticos.
El tubo neural primario está compuesto por una única capa de células neuroepiteliales cilíndricas de las cuales, por división y diferenciación celular, se generan las neuronas y las células de la macroglia del sistema nervioso central. Hacia la luz del tubo neural, la capa de células neuroepiteliales está limitada por una membrana basal denominada membrana limitante interna y hacia el exterior se encuentra una membrana equivalente, la membrana limitante externa. Las células neuroepiteliales de la capa presentan proliferación activa y la capa se transforma en seudoestratificada. Más tarde algunas de las células recién formadas migran hacia el exterior para establecer una nueva capa, la zona intermedia (antes denominada capa del manto), mientras que la capa interna original, donde tienen lugar las continuas divisiones, ahora se denomina zona ventricular. Las células progenitoras basales forman gradualmente una nueva zona, la zona subventricular, que separa la zona ventricular de la intermedia. Antes de la creación de la zona subventricular, aparece una zona periférica a la intermedia, denominada zona marginal. compuesta por axones en crecimiento provenientes de la zona intermedia y de células de la neuroglia. Más tarde, la zona marginal se transforma en sustancia blanca a medida que los axones en crecimiento se mielinizan, mientras que la zona intermedia pasa a ser la sustancia gris.

Técnicas histológicas de estudio del tejido nervioso

NEURONA

La neurona es el cuerpo de la célula nerviosa con todas sus prolongaciones. Todas las neuronas poseen un cuerpo celular o soma compuesto por el núcleo rodeado por cantidades variables de citoplasma. El citoplasma que rodea el núcleo se denomina pericarion, de donde salen largas prolongaciones citoplasmáticas. A menudo existen numerosas prolongaciones cortas ramificadas, las dendritas y una prolongación larga, el axón. Con frecuencia,

el axón emite ramificaciones, las colaterales, a lo largo de su recorrido y además presenta ramificaciones pre-terminales. Neuritas es la denominación común de las dendritas y los axones, y se utiliza cuando no es posible establecer si una fibra nerviosa es dendrita o axón.

Núcleo

El núcleo por lo general, se ubica en el centro del cuerpo celular. En células nerviosas grandes, los núcleos son claros y suelen poseer un nucléolo grande visible. En neuronas pequeñas, el núcleo es más oscuro, con granos de cromatina más gruesos.

Pericarion

La forma del pericarion suele ser poligonal y las prolongaciones parten de los extremos, como ocurre, por ejemplo, en las neuronas motoras de la médula espinal y las células piramidales de la corteza cerebral. En los ganglios espinales, los cuerpos celulares son más redondeados.
En el pericarion se distinguen grumos muy basófilos denominados sustancia de Nissl. Los corpúsculos de Nissl son cúmulos de retículo endoplasmático rugoso (RER) en el que, además de los ribosomas fijados a las cisternas, se hallan ribosomas libres entre las cisternas.
Las neurofibrillas son finos filamentos en el citoplasma del pericarion y las prolongaciones. Están compuestas neurofilamentos y representan una familia especial de filamentos intermedios, por lo que son parte del citoesqueleto. Forman entrecruzamientos y confieren sostén mecánico, en particular en el axón. Además de las neurofibrillas se encuentran microtúbulos (neurotúbulos).
Por último, en la neurona se encuentran filamentos de actina.

Dendritas

La mayoría de las neuronas poseen gran cantidad de dendritas; sólo en casos excepcionales hay una sola o ninguna. Suelen ramificarse en ángulos agudos. Las dendritas muy ramificadas aumentan la superficie receptiva de la neurona y, en consecuencia, la posibilidad de recibir impulsos provenientes de numerosas otras neuronas. Además, las dendritas pueden estar cubiertas por espinas, que intervienen en el contacto sináptico. Por lo general, toda la masa de dendritas se encuentra cerca del cuerpo celular.

Axón

Nunca sale más de un axón de cada neurona. Por lo general, el axón surge del cono axónico. El axón suele ser largo y delgado, con un diámetro uniforme. A lo largo de su recorrido, puede emitir ramas colaterales que abandonan el tronco principal en forma casi perpendicular. De este modo, la neurona puede establecer contacto con muchas otras neuronas. Cerca de la región terminal, a menudo el axón se divide en un ramillete de ramificaciones pre-terminales que suelen terminar en un bulbo de gran tamaño denominado bulbo terminal o botón sináptico. El citoplasma del axón o axoplasma es continuación del citoplasma del pericarion y contiene mitocondrias, túbulos alargados de retículo endoplasmático liso, microtúbulos y gran cantidad de neurofilamentos, pero ningún corpúsculo de Nissl. El plasmalema que rodea el axón se denomina axolema.
La reacción de las neuronas ante los estímulos que recibe el árbol dendrítico es transmitida a través del axón como un potencial de acción que se difunde

por medios electroquímicos según el principio del todo o nada. La primera porción del axón, desde el cono de iniciación hasta el comienzo de una eventual vaina de mielina, se denomina segmento inicial. Éste presenta un umbral menor para la excitabilidad eléctrica y, además de los canales de sodio rápidos activados por voltaje, cuenta con una cantidad especial de canales de potasio y de calcio.

Además de la difusión de los potenciales de acción a lo largo de la membrana axónica tiene lugar un transporte axónico, es decir, el desplazamiento de sustancias dentro del axón. El axón no contiene RER, por lo que no hay síntesis local de proteínas de membrana. En consecuencia, las proteínas y las estructuras de membrana, por ejemplo las enzimas, deben ser transportadas casi en su totalidad desde el cuerpo celular hacia el axón. El transporte axónico lento ocurre en dirección anterógrada (hacia la periferia de la célula) y abarca la mayor parte de las proteínas sujetas a transporte axónico. De este modo, se entregan al axón los componentes necesarios para su mantenimiento. Con el transporte axónico rápido hay transporte anterógrado (centrífugo) de orgánulos limitados por membrana, por ejemplo, mitocondrias, fragmentos de REL y vesículas. El transporte axónico rápido también es en dirección retrógrada (centrípeto), con el fin de degradación y posible reutilización de los elementos.

Tipos de neuronas

Las neuronas pueden clasificarse de acuerdo con la cantidad de prolongaciones y la longitud de los axones. Según la **cantidad de prolongaciones**, las neuronas se clasifican en unipolares, bipolares y multipolares.

Las neuronas **unipolares** tienen sólo una prolongación. Son escasos los ejemplos verdaderos de este tipo, pero se encuentran en el núcleo mesencefálico del nervio trigémino.

Las neuronas **bipolares** emiten una prolongación desde cada extremo del cuerpo celular. Las neuronas bipolares se encuentran en la retina, el ganglio vestibular y el ganglio espiral del oído interno y el epitelio olfatorio.

Al principio, las neuronas de los ganglios espinales y craneales son bipolares, pero durante el desarrollo embrionario las dos prolongaciones se acercan y se fusionan hasta formar una sola. Esto ha dado origen a la denominación neuronas **seudounipolares**.

Son mucho más frecuentes las neuronas **multipolares** que, además del axón, poseen gran cantidad de dendritas.

Según la **longitud del axón**, las neuronas se clasifican en neuronas de proyección (Golgi tipo I) e interneuronas (Golgi tipo II).

Las neuronas **de proyección** (Golgi tipo I) tienen numerosas dendritas y un axón muy prolongado que, después de abandonar el cuerpo celular, pasa a otras regiones del sistema nervioso central por la sustancia blanca o lo abandona como fibra nerviosa periférica.

Las interneuronas (Golgi tipo II) o neuronas **de asociación** también poseen numerosas dendritas ramificadas, pero un axón relativamente corto que se ramifica cerca del cuerpo celular. Las interneuronas tienen por función mediar las señales entre muchas de estas neuronas cercanas en un grupo.

La **forma** del pericarion da origen a la identificación de gran cantidad de tipos de neuronas. Las células **piramidales** se caracterizan por una serie de ramificaciones dendríticas con una forma toscamente piramidal, mientras que las células **estrelladas** se definen por ramificaciones dendríticas que siguen un patrón radial. En esta clasificación suele mencionarse la presencia o ausencia de espinas dendríticas. Parece que todas las células piramidales poseen espinas, mientras que las estrelladas pueden tenerlas (espinosas) o no (sin espinas).

NEUROGLÍA

La neuroglia o glía comprende las células neuróglicas que se encuentran entre las neuronas del sistema nervioso central y el epéndimo que tapiza la superficie las cavidades del encéfalo y de la médula espinal. A menudo, se denomina neuroglia periférica a las células de Schwann de los nervios periféricos y a las células satélite que rodean los cuerpos neuronales de los ganglios espinales y de los ganglios de los nervios craneales.

Astrocitos protoplasmáticos y fibrosos

Los astrocitos son células con forma de estrella y numerosas prolongaciones citoplasmáticas. Algunas de las prolongaciones están en contacto con un vaso sanguíneo en la forma de pies perivasculares característicos. El núcleo de los astrocitos es más claro que el de los demás tipos de células de la neuroglia, y el citoplasma contiene numerosos filamentos y gránulos de glucógeno. Los filamentos son de tipo intermedio, compuestos por proteína ácida fibrilar glial (GFAP) que sólo se encuentra en los astrocitos. En consecuencia, se utiliza la determinación inmunohistoquímica de GFAP para demostrar la presencia específica de astrocitos.
Los astrocitos fibrosos, se encuentran sobre todo en la sustancia blanca, presentan menos prolongaciones más largas y menos ramificadas que el otro tipo principal, los astrocitos protoplasmáticos, que se hallan fundamentalmente en la sustancia gris y poseen prolongaciones de forma muy variable.
Ambos tipos de astrocitos emiten pies perivasculares y prolongaciones que entran en contacto con las superficies de las neuronas (pies perineuronales). Además, algunas de las prolongaciones forman procesos pediculares aplanados que establecen contacto con la piamadre (la capa interna de las meninges). Aquí, los procesos pediculares (pies subpiales) están relacionados mediante numero sos desmosomas y nexos y forman en conjunto una capa denominada membrana limitante glial externa o superficial.
Cumple funciones de sosten, armazón, capta el glutamato y el GABA para la posterior captación en la terminación nerviosa. Otra función importante de los astrocitos es la producción de lactato por degradación glucolítica de glucosa. A través de los nexos, los astrocitos conforman un espacio fluido continuo, lo cual incrementa la probabilidad de actuar como amortiguador en la regulación del medio iónico extracelular. También se cree que los astrocitos liberan sustancias tróficas con efecto sobre las neuronas y los oligodendrocitos, además de estimular la formación de los contactos oclusivos en el endotelio de los vasos sanguíneos y, por lo tanto, el desarrollo de la barrera hematoencefálica. En caso de lesión del tejido nervioso los astrocitos aumentan la captación de los iones y los neurotransmisores filtrados de las

neuronas dañadas. También conforman las células cicatrizales del sistema nervioso, ocupan los defectos tisulares creados y se hacen más ricas en fibras.

Oligodendrocitos

Los oligodendrocitos poseen menos prolongaciones y menos ramificaciones que los astrocitos. El cuerpo celular es pequeño. Los oligodendrocitos satélite se encuentran adosados al cuerpo de las células nerviosas de la sustancia gris. Es posible que la estrecha relación sea señal del intercambio de sustancias. Los oligodendrocitos interfasciculares se encuentran sobre todo en la sustancia blanca en la forma de hileras entre las fibras nerviosas.
Forman la mielina en el sistema nervioso central.

Microglia

Las células de la microglia son pequeñas, con un núcleo reducido y oscuro, y delgadas prolongaciones con finas espinas. La microglia se encuentra por todo el sistema nervioso central y es más numerosa en la sustancia gris.
Mientras que las demás células de la neuroglia son de origen neuroectodérmico, al igual que las neuronas la microglia es de origen mesodérmico. Se generan durante el desarrollo embrionario a partir de monocitos o sus precursores, y llegan al sistema nervioso central por el torrente sanguíneo.
La microglia son las primeras célu las que reaccionan en minutos ante una lesión del sistema nervioso central, con divisiones celulares, cambios morfológicos y liberación de moléculas de señal (citocinas). Recién en la muerte celular neuronal la microglia se diferencia a células fagocíticas activas.

Epéndimo

Se denomina epéndimo al epitelio simple cúbico que reviste la superficie interna de los ventrículos cerebrales y el conducto central de la médula espinal. Las membranas laterales de las células se encuentran unidas en la porción subapical por medio de nexos y desmosomas dispersos, salvo el revestimiento ependimario del plexo coroideo, y no hay cierre completo del espacio intercelular en forma de contactos oclusivos. Además, no hay membrana basal interpuesta entre las células ependimarias y el tejido nervioso subyacente, lo cual significa que el espacio intercelular del tejido nervioso se comunica libremente con el líquido cefalorraquídeo ventricular, dado que incluso pequeñas moléculas proteicas (entre ellas, albúmina) pueden pasar entre las células.

Matriz extracelular en el sistema nervioso central: componentes moleculares y formas de organización

Conceptos de sustancia gris y sustancia blanca

El sistema nervioso central se compone de sustancias gris y blanca. La sustancia gris contiene cuerpos de células nerviosas y sus dendritas con espinas y sinapsis, axones mielínicos y amielínicos con sus ramificaciones, astrocitos protoplasmáticos, oligodendrocitos y células de la microglia. La sustancia blanca contiene sobre todo fibras mielínicas, oligodendrocitos, astrocitos fibrosos y microglia. El color característico de la sustancia blanca en estado fresco, no teñido, se debe al gran contenido de mielina con lípidos abundantes.

Neuropilo

Entre los cuerpos de las células nerviosas, existe una disposición muy compleja pero característica de prolongaciones dendríticas, axónicas y neuróglicas. Esta red de prolongaciones se denomina neurópilo. El neurópilo contiene innumerables contactos sinápticos entre las prolongaciones de las células nerviosas, y más de la mitad del citoplasma de las neuronas se encuentra en el neurópilo.

Concepto de SNC y SNP

El sistema nervioso permite que el cuerpo responda a los cambios continuos en su medio externo e interno. Controla e integra las actividades funcionales de los órganos y los sistemas orgánicos. Desde el punto de vista anatómico, el sistema nervioso está dividido de la siguiente manera:

• **Sistema nervioso central (SNC)**, que está compuesto por el encéfalo y la médula espinal, contenidos en la cavidad craneana y en el conducto vertebral, respectivamente.

• **Sistema nervioso periférico (SNP)**, que está compuesto por los nervios craneales, espinales y periféricos que conducen impulsos desde el SNC (nervios eferentes o motores) y hacia él (nervios aferentes o sensitivos); los conjuntos de somas neuronales ubicados fuera del SNC, denominados ganglios y las terminaciones nerviosas especializadas.

Desde el punto de vista funcional, el sistema nervioso se divide en:

• **Sistema nervioso somático (SNS)** que consiste en las partes somáticas del SNC y del SNP. El SNS controla las funciones que están bajo el control voluntario consciente, con excepción de los arcos reflejos. Proporciona inervación sensitiva y motora a todas las partes del cuerpo, excepto las vísceras, los músculos lisos y cardíacos y las glándulas.

• **Sistema nervioso autónomo (SNA)** que está compuesto por las partes autónomas del SNC y del SNP. El SNA provee inervación motora involuntaria eferente al músculo liso, al sistema de conducción cardíaca y a las glándulas. También proporciona inervación sensitiva aferente desde las vísceras (dolor y reflejos autónomos). El SNA, además, se subclasifica en una división simpática y una división parasimpática. Un tercer componente del SNA, la división entérica, inerva el tubo digestivo. Se comunica con el SNC a través de las fibras nerviosas parasimpáticas y simpáticas.